

普通烟草栽培种内株高性状主基因加多基因遗传分析

王日新¹, 任 民¹, 张兴伟¹, 常爱霞¹, 贾兴华^{1*}, 姜自斌²

(1. 中国农业科学院烟草研究所, 中国烟草总公司青州烟草研究所, 青岛 266101; 2. 山东临沂烟草有限公司平邑分公司, 山东 平邑 273300)

摘 要: 以普通烟草栽培种烤烟类型品种分别与香料烟、白肋烟和名优晾晒烟类型品种组配的 F₁、F₂ 及其亲本为研究对象, 利用数量性状主基因+多基因遗传体系分离分析方法分析了 3 组合 4 世代株高性状的遗传规律。结果表明, 3 个组合的株高性状遗传均符合两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型 (E1), 同时均存在加性、显性遗传效应。各主基因和多基因遗传率计算结果, 烤烟与晾晒烟、烤烟与香料烟组合的主基因遗传率较高, 分别为 71.60% 和 88.55%, 可作为烟草株高性状早期世代选择的理论依据。

关键词: 烟草; 株高; 主基因; 多基因; 遗传模型

中图分类号: S572.02

文献标志码: A

文章编号: 1007-5119 (2009) 02-0015-06

Genetic Analysis of Plant Height using Mixed Major Gene plus Polygenes Inheritance Model in Culture Spawn of *Nicotiana Tabacum* L.

WANG Rixin¹, REN Min¹, ZHANG Xingwei¹, CHANG Aixia¹, JIA Xinghua^{1*}, JIANG Zibin²

(1. Key Laboratory of Tobacco Quality Control, Ministry of Agriculture, Tobacco Research Institute of CAAS, Qingzhou Tobacco Research Institute of CNTC, Qingdao 266101, China; 2. Pingyi Branch, Linyi Tobacco Corp. Ltd., Pingyi, Shandong 273300, China)

Abstract: The mixed major-gene plus polygene inheritance model was used to analyze the inheritance of plant height in culture spawn of *Nicotiana tabacum* L. cross between flue-cured tobacco and burley tobacco, oriental tobacco, sun-cured tobacco. The results showed that the plant height was controlled by the same model (E1), and there were additive gene effect and dominant gene effect in the three cross combinations; the heritability of major genes for G-28×Qiancengta and G-28×Basma, were 71.60% and 88.55% respectively. The higher heritability will provide the theoretical basis for choosing the plant height at earlier generation.

Keywords: tobacco; plant height; major-gene; polygene; genetic model

主基因+多基因混合遗传模型是植物数量性状遗传分析的通用模型, 盖钧镒等在此基础上发展了一套适合植物遗传分析的 1 对主基因+多基因和 2 对主基因+多基因混合模型的单世代和联合多世代的分离分析方法^[1], 已经广泛应用于水稻^[2]、棉花^[3]、玉米^[4]、小麦^[5]、大豆^[6]和油菜^[7]等多种作物, 而在烟草上的研究应用尚鲜见报道。

本研究以烤烟品种与香料烟、白肋烟和名优晾晒烟品种为对象, 通过杂交构建遗传分析群体, 利用数量性状主基因+多基因遗传体系分离分析方

法, 对普通烟草栽培种内不同类型品种间株高性状的遗传规律进行了初步研究, 揭示不同烟草类型间植株高度性状的遗传变异特点, 为烟草类型间杂交育种和性状选择提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

选取普通烟草栽培种内烤烟、白肋烟、香料烟和传统晾晒烟 4 个栽培类型的代表品种 G-28、Burley21、Basma 和千层塔。

基金项目: 国家烟草专卖局资助项目 (110200601003)

作者简介: 王日新 (1980-), 男, 在读博士研究生, 研究方向为烟草品质育种。* 通讯作者, E-mail: xhjia@sohu.com

收稿日期: 2008-12-23

1.2 试验方法

2007年,以G-28为母本分别与Burley21、Basma和千层塔杂交,获得3组F₁组合种子;

2007年10月,F₁种子于温室种植自交加代,次年获得F₂种子;

2008年,亲本、F₁、F₂全部供试材料进行田间种植。亲本(P₁、P₂)和F₁种植2行区50株,F₂种植10行区250株。各供试材料的田间栽培管理措施同常规方法,供试材料生长发育所处环境条件通过局部控制使其达到基本一致。

性状调查于植株第一青果期测量,即测量植株自地表至第一青果着生部位的高(度),单位为cm。亲本、F₁各调查20株,F₂分离群体分别定株调查200株左右。

1.3 数据分析

采用植物数量性状主基因+多基因混合遗传多世代联合分析方法,对3组合4世代的株高进行分析。通过极大似然法和IECM(iterated expectation and conditional maximization)估计各世代、各成分分布的参数,然后通过AIC(Akaike's information criterion)值选择最佳模型,同时进行一组适合性检验。适合性检验包括均匀性U₁²、U₂²和U₃²检验、Smirnov检验(_nW²)和Kolmogorov检验(D_n)。根据检验结果选择最优遗传模型;采用最小二乘法从

最优遗传模型的各成分分布参数估计各基因效应值,分析各组合的遗传效应。

通过亲本和F₁同质群体提供环境误差方差的无偏估计,可估计误差方差σ,群体分布方差σ_f,群体表形方差σ_p,通过以下公式计算可得到主基因和多基因的遗传方差(σ_{mg}、σ_{pg})和遗传率(h_{mg}、h_{pg})。

$$\sigma_{mg} = \sigma_p - \sigma_f; \quad h_{mg} = \sigma_{mg} / \sigma_p$$

$$\sigma_{pg} = \sigma_f - \sigma; \quad h_{pg} = \sigma_{pg} / \sigma_p$$

2 结果

2.1 3组合4世代株高测定值的次数分布

烤烟与白肋烟、香料烟和名优晾晒烟杂交组合(I、II、III)株高的次数分布如表1。由表1可见,3个组合F₁的株高性状均高于其杂交亲本,说明普通烟草栽培种的株高性状存在超亲现象和杂种优势。杂交组合I、II、III中,F₂的株高分别多集中在130~170cm、110~150cm和120~160cm之间。由图1、图2和图3可以看出,3个组合的F₂世代中,组合I、II、III都呈单峰较明显的偏态分布,说明株高性状的遗传可能存在主基因,进而表明普通烟草栽培种的株高性状在烤烟与白肋烟、香料烟和晾晒烟类型之间的遗传可能存在主基因。

表1 3组合4世代株高次数分布

Table 1 Frequency distribution of plant height in 4 generations derived from 3 groups

组	世代	株高/cm										n	x	SD
		100	100~110	110~120	120~130	130~140	140~150	150~160	160~170	170~180	180~190			
I	P ₁			12	8							20	121	2.15211
	P ₂							4	12	4		20	164	5.80381
	F ₁								20			20	166	3.11195
	F ₂	1	4	5	16	32	49	51	22	10	1	191	147.476	15.88704
II	P ₁			12	8							20	121	2.15211
	P ₂		16	4								20	108.8	3.270281
	F ₁					8	2					20	137.2	4.323741
	F ₂	17	17	22	78	52	41	12	5	0	0	244	128.983	16.48265
III	P ₁			12	8							20	121	2.15211
	P ₂				8	8	4					20	136.4	5.413434
	F ₁								12	8		20	169.8	4.073018
	F ₂	12	16	15	33	40	58	38	15	2	1	230	137.056	18.91017

注: n为样本数, x为样本平均数, SD为标准差。

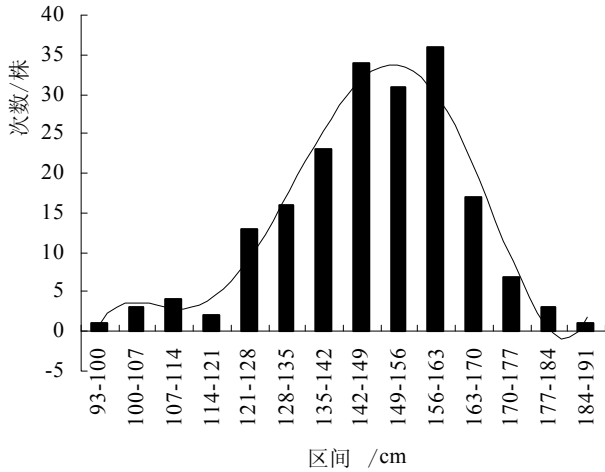


图 1 组合 I 的 F₂ 世代株高次数分布

Fig.1 Frequency distribution of the plant height in F₂ generations derived from I

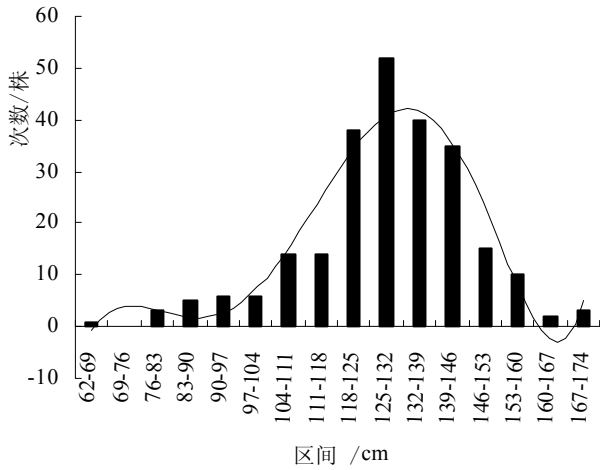


图 2 组合 II 的 F₂ 世代株高次数分布

Fig.2 Frequency distribution of the plant height in F₂ generations derived from II

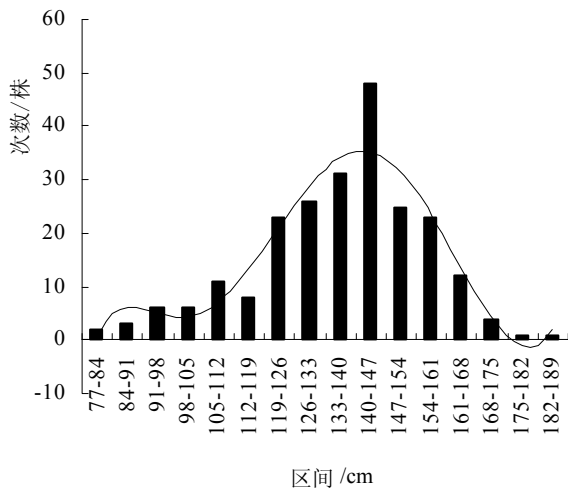


图 3 组合 III 的 F₂ 世代株高次数分布

Fig.3 Frequency distribution of the plant height in F₂ generations derived from III

2.2 株高性状遗传模型的分析 and 检验结果

用主基因+多基因混合遗传模型对 3 组合 4 世代株高性状进行联合分析，通过 IECM 算法获得 1 对主基因 (A)、2 对主基因 (B)、多基因 (C)、1 对主基因+多基因 (D) 和 2 对主基因+多基因 (E) 共 5 类 24 种遗传模型的极大似然函数值和 AIC 值 (表 2)。根据 AIC 准则，组合 I 中两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因 (E0) 和两对加性-显性-上位+加性-显性多基因混合 (E1)，组合 II 中 E0 和 E1，组合 III 中一对加性-显性主基因+加性-显性-上位性多基因 (D0) 和 E1，分别作为 3 个组合的备选遗传模型；对每组两个遗传模型分别进行适合性 (U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 nW^2 和 D_n) 检验 (表 3)。30 个检验统计量的分析结果表明，组合 I 中 E0 模型有 4 个统计量与该模型差异达到显著水平，E1 模型有 3 个统计量达到了显著水平；组合 II 中 E0 模型和 E1 模型均有 3 个统计量达到显著水平；组合 III 中 D0 模型和 E1 模型中均有 4 个统计量达到显著水平；综合 3 个组合的分析结果，确定 E1 模型为最优遗传模型。初步分析认为，普通烟草主要栽培种株高性状的遗传可能是由两对加性-显性-上位主基因+加性-显性多基因混合控制。

2.3 株高性状的遗传参数估计

E1 模型的基因型有 9 个类型，分别为：AABB、AABb、AAbb、AaBB、AaBb、Aabb、aaBB、aaBb、aabb。由此模型的各成分分布参数估计的组合 I、II、III 株高遗传参数列表 4。由表 4 可见，组合 I 两对主基因的加性和显性效应为负值，且大基因的加性效应大于显性效应，次大基因的显性效应大于加性效应，说明烤烟与白肋烟 (G-28×Burley21) 组合大基因存在负向加性，次大基因存在负向显性效应；显性×显性效应为 22.42 大于两对大基因的其他互作效应，说明此组合的两对大基因间存在杂种优势遗传效应；多基因的加性效应为 -21.49，显性效应为 25.18，说明多基因也存在杂种优势遗传效应，且大于主基因的杂种优势遗传效应。

组合 II 中大基因的加性效应为 22.74，显性效应为 14.48，次大基因的加性效应为 2.71，显性效

表 2 各遗传模型的极大似然值和 AIC 值
Table 2 Maxmium likelihood value (MLV) and AIC value of different genetic model

模型	极大对数似然值			模型	AIC		
	组合 I	三组 II	组合 III		组合 I	三组 II	组合 III
A1	-1023.37	-1248.43	-1234.79	A1	2058.737	2508.85	2481.585
A2	-1036.9	-1280.71	-1270.87	A2	2083.8	2571.428	2551.744
A3	-1067.04	-1271.23	-1274.19	A3	2144.075	2552.456	2558.374
A4	-1028.33	-1287.56	-1254.68	A4	2066.664	2585.126	2519.355
D0	-963.176	-1193.8	-1164.47	D0	1942.351	2403.608	2344.93
D1	-982.616	-1194.85	-1207.65	D1	1979.233	2403.71	2429.299
D2	-983.074	-1200.2	-1207.66	D2	1978.147	2412.405	2427.315
D3	-982.616	-1194.85	-1207.15	D3	1977.232	2401.71	2426.297
D4	-983.074	-1200.2	-1207.65	D4	1978.147	2412.399	2427.308
C0	-965.502	-1197.19	-1172.79	C0	1943.005	2406.387	2357.57
C1	-983.07	-1200.2	-1207.65	C1	1976.14	2410.395	2425.299
B1	-994.057	-1215.83	-1196.28	B1	2010.114	2453.66	2414.557
B2	-993.184	-1220.12	-1219.83	B2	2000.369	2454.236	2453.667
B3	-1030.33	-1277.9	-1270.72	B3	2070.66	2565.805	2551.437
B4	-1030.33	-1281.28	-1270.72	B4	2068.658	2570.567	2549.434
B5	-1064.18	-1247.32	-1272.81	B5	2138.366	2504.636	2555.614
B6	-1064.18	-1264.43	-1272.82	B6	2136.366	2536.869	2553.642
E0	-959.063	-1181.22	-1162.58	E0	1942.126	2386.443	2349.167
E1	-961.741	-1181.25	-1162.41	E1	1941.482	2380.497	2342.829
E2	-982.399	-1192.85	-1207.17	E2	1974.798	2395.702	2424.35
E3	-983.08	-1200.21	-1207.66	E3	1972.16	2406.415	2421.318
E4	-983.08	-1200.21	-1207.66	E4	1970.16	2404.415	2419.322
E5	-988.774	-1204.7	-1228.04	E5	1983.548	2415.393	2462.087
E6	-983.074	-1196.96	-1207.65	E6	1970.149	2397.922	2419.31

应为-3.46, 说明 G-28×Basma 组合中大基因存在较强的正向加性效应, 次大基因存在负向的显性效应; 结合 G-28 和 Basma 的株高性状指标, 可以看出在 G-28×Basma 组合中 G-28 的株高性状的遗传因子起主要作用; 两对大基因间的互作均呈现负向性, 多基因的显性效应为 18.81, 加性效应为 -31.1215, 说明多基因间表现负向加性效应。组合 III 中的遗传效应于组合 I 较为相似, 只是各种遗传效应均高组合 I, 说明 G-28×千层塔株高的遗传效应与 G-28×Burley21 相似。

通过亲本和 F_1 同质群体提供环境误差方差的无偏估计和二阶遗传参数估计, 组合 I、组合 II、组合 III 的主基因遗传方差分别为 98.52、263.848 和 261.62, 主基因遗传率分别为 39.03%、88.55%和 71.60%; 多基因遗传方差分别为 138.68、23.33 和 87.78, 多基因遗传率分别为 54.95%、7.83%和 24.02%。

通过 3 组组合的遗传率比较分析结果表明, 不同烟草类型杂交组合的株高主基因遗传率, 烤烟与香料烟 (G28×Basma)、烤烟与晒晾烟 (G28×千层

塔) 组合高于烤烟与白肋烟 (G28×By21) 组合。其与牛佩兰^[8]等关于烤烟品种间株高性状遗传的研究结果一致。

3 讨论

烟草作为一种吸食性叶用经济作物, 原烟等级指数 (级指) 是衡量其烟叶质量的一种重要指标。有关研究表明^[9], 烟叶级指与烟草株高呈显著负相关。因此, 育种工作者把株高看做是影响烟草品质的一个重要相关性状。关于株高相关性状的遗传研究, 牛佩兰等 (1980)^[8]分析了烤烟株高性状的遗传规律, 得出株高性状 F_2 的广义遗传力为 64.61%、 $F_2 \sim F_3$ 世代间的遗传力为 69.27; 艾树理 (1984) 对烤烟株高遗传力的估算值为 88.43%^[10]。牛佩兰、佟道儒 (1989)^[11]通过对 3 个烤烟杂交组合后代基因效应分析, 结果表明, 株高性状的遗传是以加性效应为主, 并明显存在显性效应和上位效应。上述研究, 虽然对烟草株高性状的遗传进行了一定分析, 但供试材料仅限于烤烟类型, 同时当时由于受数量遗传理论与方法的限制, 对其性状遗传规律的

表3 株高遗传模型的适合性检验
Table 3 Test for goodness-of-fit of genetic model of plant height

组合	模型	世代	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
I	E0	P ₁	0.025 (0.8747)	0.746 (0.3878)	8.086 (0.0045)*	0.4841 (<0.05)*	0.3040 (>0.05)
		P ₂	0.003 (0.9554)	0.008 (0.9273)	0.338 (0.5608)	0.1548 (>0.05)	0.2012 (>0.05)
		F ₁	2.203 (0.1378)	1.175 (0.2784)	1.995 (0.1578)	0.6465 (<0.05)*	0.4012 (>0.05)
		F ₂	0.000 (0.9956)	0.000 (0.9887)	0.001 (0.9716)	0.0292 (>0.05)	0.0459 (<0.05)*
	E1	P ₁	0.023 (0.8787)	0.738 (0.3903)	8.094 (0.0044)*	0.484 (<0.05)*	0.3043 (>0.05)
		P ₂	0.004 (0.9485)	0.007 (0.9342)	0.337 (0.5616)	0.155 (>0.05)	0.2019 (>0.05)
		F ₁	2.192 (0.1387)	1.170 (0.2793)	1.978 (0.1596)	0.6449 (<0.05)*	0.4009 (>0.05)
		F ₂	0.000 (0.9861)	0.001 (0.9813)	0.001 (0.9789)	0.0373 (>0.05)	0.0548 (>0.05)
E0	P ₁	0.061 (0.8049)	0.629 (0.4276)	4.912 (0.0267)*	0.4275 (>0.05)	0.3000 (>0.05)	
	P ₂	0.820 (0.3653)	0.340 (0.5601)	1.381 (0.2399)	0.3767 (<0.05)*	0.3243 (>0.05)	
	F ₁	0.523 (0.4694)	0.680 (0.4096)	0.247 (0.6193)	0.5126 (<0.05)*	0.3963 (>0.05)	
	F ₂	0.003 (0.9567)	0.014 (0.9052)	0.071 (0.7901)	0.076 (>0.05)	0.0588 (>0.05)	
II	E1	P ₁	0.042 (0.8377)	0.573 (0.4491)	4.993 (0.0255)*	0.425 (>0.05)	0.2968 (>0.05)
		P ₂	0.710 (0.3994)	0.289 (0.5908)	1.239 (0.2657)	0.3602 (<0.05)*	0.3178 (>0.05)
		F ₁	0.472 (0.4923)	0.638 (0.4245)	0.287 (0.5924)	0.5047 (<0.05)*	0.3931 (>0.05)
		F ₂	0.006 (0.9363)	0.020 (0.8885)	0.063 (0.8017)	0.0771 (>0.05)	0.0576 (>0.05)
	D0	P ₁	0.024 (0.8771)	0.777 (0.3782)	8.562 (0.0034)*	0.4946 (>0.05)	0.3081 (>0.05)
		P ₂	0.039 (0.8435)	0.025 (0.8756)	1.934 (0.1643)	0.2964 (>0.05)	0.2746 (>0.05)
		F ₁	0.244 (0.6212)	2.380 (0.1229)	8.125 (0.0000)*	0.7689 (<0.05)*	0.4156 (>0.05)
		F ₂	0.000 (0.9828)	0.000 (0.9871)	0.000 (0.9851)	0.0416 (>0.05)	0.0443 (<0.05)*
III	E1	P ₁	0.022 (0.8829)	0.765 (0.3818)	8.574 (0.0034)*	0.4944 (>0.05)	0.3085 (>0.05)
		P ₂	0.035 (0.8519)	0.027 (0.8684)	1.922 (0.1657)	0.2955 (>0.05)	0.2736 (>0.05)
		F ₁	0.248 (0.6185)	2.395 (0.1217)	8.162 (0.0000)*	0.7699 (<0.05)*	0.4159 (>0.05)
		F ₂	0.003 (0.9561)	0.004 (0.9489)	0.221 (0.6386)	0.0529 (>0.05)	0.0423 (<0.05)*

注： U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 栏中括号内数字为 $P(H_0)$ ； ${}_nW^2(P<0.05)$ 的临界值为 0.461。

表4 高E1模型的遗传参数估计值
Table 4 Estimates of genetic parameters of plant height in E1 model

遗传参数	I	II	III
<i>m</i>	139.91655	120.524162	121.982491
<i>d_a</i>	-1.098907	22.742296	-10.756035
<i>d_b</i>	-0.913208	14.480749	-0.449959
<i>h_a</i>	-4.736241	2.710323	-13.667233
<i>h_b</i>	-16.784145	-3.455481	-19.574121
<i>i</i>	4.579794	-5.650718	6.722903
<i>j_{ab}</i>	-12.331768	-5.372026	-12.492615
<i>j_{ba}</i>	0.884285	-9.160273	-2.900543
<i>l</i>	22.416277	-1.43759	36.327415
[<i>d</i>]	-21.487885	-31.123035	3.505989
[<i>h</i>]	25.180285	18.805534	44.742313

描述尚缺少一些基因互作效应的估值。

本研究利用4世代联合的数量性状分离分析方法,对普通烟草栽培种的烤烟类型分别与香料烟、白肋烟和名优晾晒烟类型的杂种后代,进行了株高性状的遗传规律分析。初步分析结果表明,普通烟草不同栽培类型间的株高性状遗传,符合两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型(E1),能够较全面的反映出普通烟草栽培种株高性状的遗传规律。通过遗传参数分析,虽然三个组合间的遗传效应值不完全相同,但得到的各组合的各种遗传效应值都表现出了加性、显性效应。同时,将株高性状归结为主基因和多基因控制的数量性状,并估计了主基因和多基因的遗传率。

数量性状主基因+多基因遗传体系分离分析方法,已广泛应用于多种作物,但在烟草作物的应用上尚少见报道。本研究获得了比已有的烟草株高性状的相关研究更为详尽的遗传数据,同时表明数量性状主基因+多基因遗传体系分离分析方法可以用来分析烟草数量性状的遗传特点,可为以高光效和品质育种为主攻方向的烟草株高等性状的遗传改良提供理论和方法依据。

4 结 论

株高性状是烟草主要的农艺性状,以往的研究因分析方法所限,获得的遗传数据不够全面,本研究利用数量性状分离分析方法充分揭示了烟草株高性状的遗传规律;同时,由于株高性状属于数量性状范畴,因此说明了数量性状分离分析方法也可用于研究烟草其他数量性状(如品质、产量等性状)的遗传规律,进而为烟草数量性状研究提供了一种更为有效可行的分析方法。

参考文献

- [1] 盖钧镒,章元明,王建康.植物数量性状遗传体系[M].北京:科学出版社,2003.
- [2] 朱世杨,郭媛,洪德林.水稻种子抗老化遗传分析[J].遗传,2008,30(2):217-224.
- [3] 袁有禄,张天真,郭旺珍,等.棉花高品质纤维性状的主基因与多基因遗传分析[J].遗传学报,2002,29(9):827-834.
- [4] 兰海,余月,王风格,等.玉米种子休眠性数量遗传体系的判别[J].玉米科学,2007,15(2):5-8.
- [5] 张立平,赵昌平,单福华,等.小麦光温敏雄性不育系BS210育性的主基因+多基因混合遗传分析[J].作物学报,2007,33(9):1553-1557.
- [6] 王春娥,盖钧镒,傅三雄,等.大豆豆腐和豆乳得率的遗传分析与QTL定位[J].中国农业科学,2008,41(5):1274-1282.
- [7] 蔡长春,陈宝元,傅廷栋,等.甘蓝型油菜开花期和光周期敏感性的遗传分析[J].作物学报,2007,33(2):345-348.
- [8] 牛佩兰,佟道儒,骆启章.烤烟几个主要数量性状遗传力的估算[J].中国烟草,1980(1):13-14.
- [9] 刘洪祥.烤烟几个性状间相关性的初步分析[J].中国烟草,1980(2):13-16.
- [10] 艾树理,王秀蓉.烤烟数量性状配合力和遗传力研究[J].烟草科技,1984(3):40-46.
- [11] 牛佩兰,佟道儒.烟草几个主要农艺性状的基因效应分析[J].中国烟草,1989(1):9-12.

(责任编辑 佟 英)